Zur Entwicklungsgeschichte von *Plantago media*

Von

Dr. Karl Schnarf

(Mit 4 Textfiguren)

(Vorgelegt in der Sitzung am 13. Dezember 1917)

Als ich mich entschloß, wenigstens an einer Art die Samenentwicklung der *Plantaginaceae* kennen zu lernen, waren es zwei Fragen, die ich einer Beantwortung zuzuführen hoffte. Zunächst hatte Nawaschin in einer Fußnote seiner Arbeit (23) bemerkt, daß sein Schüler E. Aschkenasi bei einigen *Plantago*-Arten Chalazogamie beobachtet habe. Diese Angabe verlangte ohne Zweifel eine Nachuntersuchung. Ferner schien es mir von Wert, die ersten Schritte der Endospermbildung in einwandfreier Weise festzustellen, da ich der Ansicht bin, daß gerade diese von besonderem systematischen Interesse sind. Daß in dieser Hinsicht unsere Kenntnisse von der Samenentwicklung der *Plantaginaceae* eine Lücke aufweisen, wird übrigens auch von Frau Jacobsson-Stiasny (15, p. 70) hervorgehoben.

Der Bericht über meine Beobachtungen bei *Plantago media* wird nun dadurch sehr vereinfacht. daß in jüngster Zeit Rößler (25) bei *Plantago major* Porogamie nachgewiesen hat. Ich brauche also im wesentlichen nur die zweite Frage eingehender zu behandeln.

Die Entwicklung der Samenanlage von *Plantago media* vollzieht sich in den jüngsten Stadien völlig in normaler und für die Mehrzahl der Sympetalen typischen Weise. In dem

kleinen Nucellus ist frühzeitig die einzige Archesporzelle zu erkennen. Das gelegentliche Auftreten von zwei Archesporzellen — wie es bei verschiedenen Tubifloren gelegentlich festgestellt wurde, so bei *Pedicularis* (Lundquist, 19), *Lathraea* (Schmid, 28), *Lamium* (Strasburger, 33), *Galeopsis* (Schnarf, 29), *Christisonia* (Worsdell, 37) — konnte bei *P.* weder von mir noch von Jönsson (16), der die jüngsten Stadien bei *P. major* untersuchte, beobachtet werden. Der Nucellus, der im wesentlichen nur aus der Archesporzelle und einer umhüllenden Epidermis besteht, wird bald von dem einzigen mächtigen Integument umwachsen. Die Archesporzelle teilt sich zweimal und von den vier so entstandenen Zellen wird die unterste zum Embryosack. Eine Ausnahme ist von mir nicht beobachtet worden.[1]

Die Samenanlage mit dem achtkernigen Embryosacke bietet ebenfalls wenig besonderes (Fig. 1 *a*). Auffallend ist nur die Mächtigkeit des Integumentes und vor allem die außerordentlich lange Mikropyle. Es liegt also bei *P. media* dasselbe Verhalten vor, wie es Balicka-Iwanowska für die von ihr untersuchten Arten angibt: ». . . le sac embryonnaire se trouve assez profondément englobé dans le tissu environnant, par conséquent l'ouverture micropylienne est d'une longueur considérable.« Der völlig ausgebildete achtkernige Embryosack ist ganz und gar normal. An seiner Basis liegen die drei Antipoden, die noch ziemlich lange nachweisbar sind, ohne daß sie je ein Anzeichen für eine erhöhte Betätigung erkennen lassen. Der Eiapparat bietet den gewöhnlichen Anblick; knapp unter ihm liegen die beiden Polkerne oder deren Verschmelzungsprodukt. Der Embryosack grenzt zu dieser Zeit direkt an die Innenlage des Integumentes, welche in sehr deutlicher Weise als sogenanntes Tapetum oder

[1] Für die Tubifloren scheint es im allgemeinen typisch zu sein, daß die unterste Makrospore zum Embryosack wird. Aus der Literatur sind mir nur folgende Ausnahmen bekannt: *Trapella* (Oliver), *Avicennia* (Treub) und *Byblis* (Lang). Die Zugehörigkeit von *Byblis* zu den Tubifloren ist wohl überhaupt zweifelhaft (vergleiche diesbezüglich Diels in Nat. Pflanzenfam., Nachtrag III, p. 135). Die beiden anderen Angaben bedürfen wohl einer neuerlichen Untersuchung.

Epithel ausgebildet ist. Die Zellen des letzteren sind plasmareich und namentlich in der mittleren Höhe des Embryosackes sehr dicht gedrängt (Fig. 1 *b*). Gegen die Mikropyle zu werden ihre Membranen ohne Übergangsregion sehr dick und stark lichtbrechend. Im Gegensatz zu den übrigen Zellen des Tapetums schließen sie frühzeitig mit dem

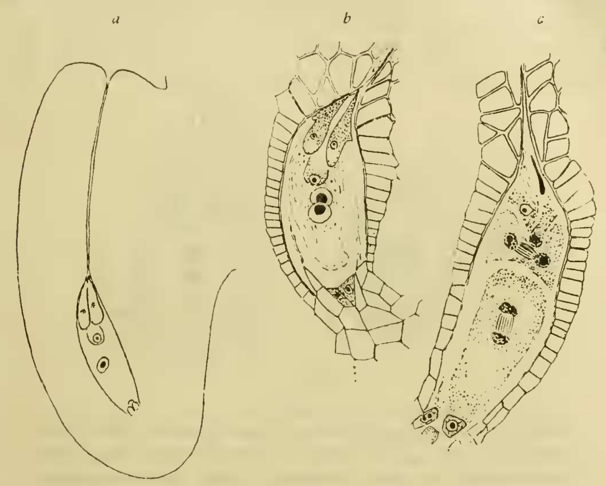


Fig. 1.

a Samenanlage im Längsschnitt, schematisiert. *b* Embryosack vor der Vereinigung der Polkerne und das angrenzende Integumenttapetum. *c* Embryosack während des zweiten Teilungsschrittes des Endosperms. (*a* schwach vergrößert, *b* und *c* gezeichnet mit Leitz. hom. Imm. $^1/_{12}$ a u. Zeichenokular und dann auf zwei Drittel verkleinert.

Wachstum ab. Nachdem Van Tieghem (35) sehr häufig eine Gruppe verholzter Zellen an der Basis des Embryosackes — eine sogenannte Hypostase — gefunden und auch derselbe Autor vereinzelt solche Gruppen oberhalb des Embryosackes — eine Epistase — beobachtet hat und ich selber auch eine solche Epistase bei *Galeopsis*-Arten festgestellt habe, lag es nahe, auch bei *Plantago* eine Verholzung dieser Tapetumregion zu vermuten. Jedoch ergaben die betreffenden Zellen

keinerlei Verholzung. Balicka-Iwanowska hat eine Gruppe derartiger Zellen auch bei anderen Arten — besonders ausgeprägt bei *P. maritima* — beobachtet und sagt von ihnen: »Elles sont riches en continu et munies de membranes épaissies et gélifiées de bonne heure.«

In Rücksicht auf die oben angeführte Angabe Nawaschin's trachtete ich mir Klarheit über den Verlauf des Pollenschlauches zu verschaffen. Ich kann die Beobachtung Rößler's, der bei *P. major* zweifellose Porogamie feststellte, für *P. media* nur völlig bestätigen, wenn es auch nicht leicht ist, hier den

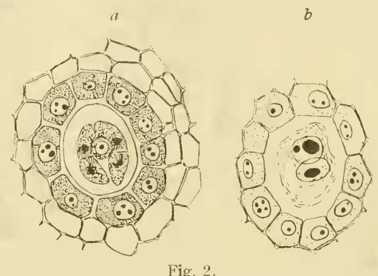


Fig. 2.

a Embryosack nach der Befruchtung, Querschnitt in der Höhe der oberen Endospermkammer; die vier eben durch die Teilung entstandenen Endospermzellen umgeben die Eizelle. *b* Querschnitt durch denselben Embryosack in der Höhe der unteren Endospermkammer. (Vergrößerung wie bei Fig. 1, *b* und *c*.)

Weg des Pollenschlauches zu verfolgen. Am leichtesten gelingt es, ihn in der Nähe des Mikropyleneinganges zu sehen. Ihn im Mikropylenkanal selbst festzustellen, ist am besten bei weiter vorgeschrittenen Stadien möglich, die bereits das Auswachsen der oberen Haustorien zeigen. Zu dieser Zeit scheint der Pollenschlauch etwas aufgequollen und daher leichter sichtbar zu sein, eine Beobachtung, die ich auch bei verschiedenen Labiaten und in entsprechenden Stadien von *Hypericum* machen konnte. Von einer bildlichen Darstellung des Pollenschlauchverlaufes bei *P. media* glaube ich unter Hinweis auf Rößler's Arbeit absehen zu können. Wie dieser Autor wohl mit Recht vermutet, ist die von Nawaschin

angeführte Beobachtung Aschkenasi's auf eine Mißdeutung von Haustorialschläuchen zurückzuführen und daher *Plantago* aus der Liste derjenigen Pflanzen zu streichen, bei denen Chalazogamie vorkommt.

Die ersten Endospermteilungen seien im folgenden an der Hand einiger Abbildungen besprochen. Fig. 1 *c* zeigt den zweiten Teilungsschritt des Endosperms. Durch die erste

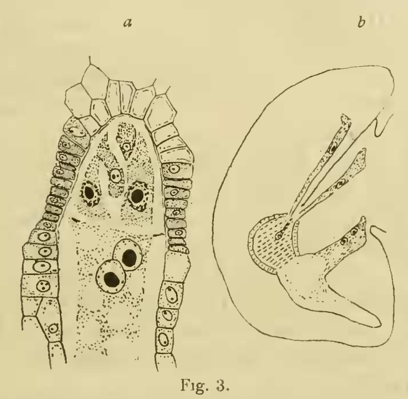


Fig. 3.

a Jugendliches Endospermstadium, von den vier Endospermzellen der oberen Kammer liegen zwei im Schnitte, zwischen ihnen die Eizelle, die untere Kammer enthält zwei große Kerne. *b* Samenanlage in einem weiter vorgeschrittenen Stadium; Endosperm (schräg gestrichelt) umgibt den Embryo; das untere Haustorium hat einen mächtigen lateralen Ast gestrichen; von den vier oberen Haustorien sind nur zwei dargestellt; schematisch. (*a* vergrößert wie Fig. 1, *b* und *c*; *b* schwach vergrößert.)

Teilung des primären Endospermkernes sind offenbar zwei ungleich große, übereinanderliegende Kammern gebildet worden. In jeder derselben ist der Kern in Teilung getreten. Die untere Spindel steht vertikal (ob immer?), während die obere quer gestellt ist. Über dieser finden wir die noch ungeteilte Eizelle, die sehr deutlich die seitliche Anheftung erkennen läßt, eine Synergide — die andere, beim Befruchtungsvorgang desorganisierte, liegt im Nachbarschnitte — und ein Stück des Pollenschlauches. Die Lage dieses Stückes ist übrigens

ein weiterer Beleg für die Feststellung, daß bei *P. media* Porogamie herrscht.

Ein Vergleich der Fig. 1 *c* mit Fig. 3 *a* sagt uns, daß es in der unteren Kammer bei der Kernteilung zu keiner Wandbildung kommt. Die untere Kammer wird zu einer großen, zweikernigen Zelle, der »basalen Endospermzelle«, die bei verschiedenen Tubiflorenfamilien auftritt, und bildet die Anlage des unteren Haustoriums. Dieses wird somit schon bei der ersten Endospermteilung angelegt. Seine beiden Kerne zeigen schon jetzt (Fig. 3 *a*) eine deutliche Vergrößerung und eine auffallende Vermehrung ihrer Nucleolarsubstanz gegenüber den übrigen Endospermkernen.

In der oberen Endospermkammer kommt es dagegen zur Zellteilung. Hier wird, wie sich aus der Spindelstellung (Fig. 1 *c*) ergibt, zunächst eine Längswand gebildet. Die sich daran schließende Teilung zeigt Fig. 2 *a* an einem Querschnitt in der Höhe der oberen Endospermkammer. Es werden wieder Längswände senkrecht zur ersten Längswand gebildet. In der Mitte dieser vier Endospermzellen ist die Eizelle zu sehen. Die Verhältnisse der unteren Kammer zeigt der Querschnitt in Fig. 2 *b*.

Nach diesem Teilungsschritte besteht somit das Endosperm aus der großen, zweikernigen basalen Endospermzelle und über dieser aus vier nebeneinander liegenden, kleineren Endospermzellen, zwischen die sich die befruchtete, aber noch ungeteilte Eizelle eindrängt. Einem solchen Stadium ist der in Fig. 3 *a* dargestellte Schnitt entnommen, der zwei von den vier oberen Endospermzellen enthält.

Bevor die weitere Entwicklung von *P. media* besprochen wird, seien die spärlichen Angaben aus der Literatur über die Endospermbildung der Plantaginaceen angeführt. Hofmeister (11, S. 623) berichtet über *P. lanceolata*: »Nach der Ankunft des Pollenschlauchendes an der Außenfläche des Embryosackscheitels, welche sehr bald nach Bestäubung der Narben erfolgt, wird der Embryosack nach Verschwinden seines primären Kernes durch eine Querwand . . . . in zwei Tochterzellen geteilt. Dieser Teilung folgt sehr bald eine neue Teilung derjenigen beiden Tochterzellen, welche das

mikropyläre Ende des Embryosackes ausfüllt, durch eine auf der vorher entstandenen rechtwinkeligen, in Beziehung auf das gebogene mikropyläre Ende des Sackes ebenfalls quere Wand.« Nach dieser Angabe und der dazu gehörenden Abbildung verläuft also der Anfang der Endospermbildung fast genau so wie bei *P. media*. Der geringfügige Unterschied betrifft nur das seitwärts abgebogene, mikropyläre Ende des Embryosackes. Über die Kerne der unteren Kammer erwähnt Hofmeister nichts, dessen Darstellung recht gut mit den Abbildungen bei Buscalioni (4, Tafel I, Fig. 2 und 6) übereinstimmt.

In der Folge teilen sich bei *P. media* zunächst die vier oberen Zellen unter Ausbildung von Querwänden. Die weiteren Teilungen erzeugen einen kugeligen Endospermkörper, der den sehr langsam wachsenden Embryo umschließt. Erst wenn der Endospermkörper aus einer Anzahl von Zellen (wahrscheinlich 16) besteht, wachsen die vier obersten, der Mikropyle zugewendeten Endospermzellen zu je einem langen, schlauchförmigen Haustorium aus. Das obere, aus vier selbständigen Schläuchen bestehende Haustorium ist somit ontogenetisch jünger als das untere Haustorium, das schon bei der ersten Endospermteilung abgegliedert wird.

Über die weitere Ausbildung der Haustorien glaube ich mich kurz fassen zu können. Wie Fig. 3 *b* zeigt, schließt sich an den kugeligen, von einem wohlentwickelten Integumenttapetum umgebenen Endospermkörper nach unten hin das mächtige untere Haustorium an, das einen kräftigen, lateralen Ast gegen den Funiculus zu getrieben hat. In diesen Ast sind die beiden mächtigen hypertrophierten Kerne und die Hauptmasse des Protoplasmas hineingewandert. Das obere Haustorium besteht aus vier isolierten Schläuchen — in der schematisierten Fig. 3 *b* sind nur zwei davon dargestellt worden —, die je einen mächtigen Kern enthalten. Sie verlaufen sämtlich annähernd parallel zum Mikropylarkanal. Das Gewebe in der Nachbarschaft aller Haustorien ist außerordentlich reich an Stärke. Die ganze Samenanlage ist in diesem Stadium sehr stark gekrümmt, offenbar infolge des stärkeren Wachstums des äußeren Teiles des Integumentes. Auf die weiteren

Veränderungen näher einzugehen, kann ich wohl absehen. Sie bieten wohl kaum etwas besonderes, was nicht schon bei Balicka-Iwanowska Darstellung gefunden hätte.

Im Anschlusse an meine Beobachtungen bei *Plantago media* möchte ich die bei den übrigen Tubifloren herrschenden Endospermverhältnisse zum Vergleiche heranziehen. Insbesondere scheint mir hierbei die Frage von Interesse: Inwieweit lassen sich die ersten Teilungsschritte des Endosperms in der Reihe der Tubifloren homologisieren? Ist ferner die Endospermbildung bei den Tubifloren oder wenigstens bei einem Teile derselben einheitlicher Natur? Falls sich die letzte Frage bejahen läßt, so zwingt dieser Umstand dazu, in der noch immer etwas strittigen Frage nach der systematischen Zugehörigkeit der *Plantaginaceae* Stellung zu nehmen. (Vgl. diesbezüglich: Mattei 20 und die dort angeführte Literatur.)

Eine vergleichende Entwicklungsgeschichte des Endosperms der Tubifloren hat, wie die Untersuchungen Samuelssons (27) und der Jacobsson-Stiasny (15) zeigen, mit der außerordentlichen Schwierigkeit zu kämpfen, daß das vorliegende Tatsachenmaterial sehr lückenhaft und gewiß nicht ganz frei von Beobachtungsfehlern ist. Manchen Untersuchungen lag ja eine ganz andere Fragestellung zugrunde, für welche die uns hier interessierenden Merkmale mehr nebensächlicher Natur waren. Manche gehören einer weiter zurückliegenden Zeit an, in der die mikroskopische Technik nicht über die heutigen Hilfsmittel verfügte. Jedoch wäre es meiner Ansicht nach falsch, die Fülle der Tatsachen, mit denen uns Hofmeister bekannt gemacht hat, bei einer vergleichenden Entwicklungsgeschichte nicht auszunützen. Die ganze neuere embryologische Literatur zeigt ja, wie bewunderungswürdig genau und zuverlässig die Angaben dieses großen ontogenetischen Forschers sind.

Die angedeutete Schwierigkeit, die ein Vergleich der entwicklungsgeschichtlichen Merkmale hat, wird durch einen anderen Umstand meines Erachtens voll aufgewogen. Derartige Merkmale sind wohl stets als Organisationsmerkmale zu

betrachten, da sie in sehr hohem Grade den Einwirkungen äußerer Bedingungen entzogen sind. Sie wirken daher am überzeugendsten, wenn sie zur Beurteilung der Frage nach der natürlichen Verwandtschaft herangezogen werden können.

In dem folgenden Vergleich der Entwicklungsgeschichte des Endosperms beschränke ich mich im wesentlichen auf die beiden ersten Teilungsschritte des Endosperms. In der Umgrenzung der Reihe der Tubifloren über den ihr von v. Wettstein gegebenen Umfang hinauszugehen, habe ich — wie sich aus dem folgenden von selbst ergeben wird — keinen Anlaß.

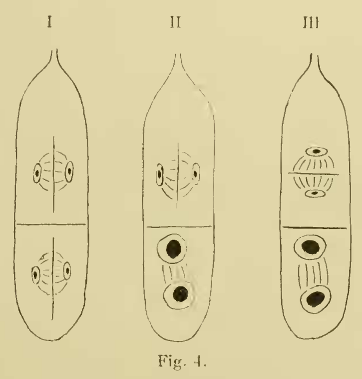


Fig. 4.

Schematische Darstellung der bei Tubifloren häufig festgestellten Typen der Endospermentwicklung. Nähere Erklärung im Text.

In meiner Untersuchung über die Samenentwicklung der Labiaten (29) fand ich eine gewisse Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der ersten Endospermstadien. Die von mir beobachteten Haupttypen sind in Fig. 4 schematisch dargestellt. Allen gemeinsam ist, daß die erste Teilung des primären Endospermkernes eine quergestellte Wand liefert, die in der Figur stärker ausgezogen ist. Typus I ist nun dadurch gekennzeichnet, daß in der oberen und in der unteren Kammer beim zweiten Teilungsschritte eine Längswand gebildet wird. Beide Kammern verhalten sich somit — bis auf weiteres wenigstens — gleich. Diesen Typus fand ich bei *Scutellaria*,

Typus II unterscheidet sich nun von Typus I dadurch, daß in der unteren Kammer die Ausbildung einer Längswand unterbleibt oder wenigstens diese nach kurzer Zeit wieder aufgelöst wird; es entsteht hier eine zweikernige Zelle, — von mir als basale Endospermzelle bezeichnet — die sich nicht mehr weiter teilt und zum unteren Haustorium wird. Dieser Typus, den ich bei *Brunella vulgaris, Salvia pratensis* und *glutinosa* und — noch weiter modifiziert — bei *Galeopsis*-Arten beobachten konnte, erscheint in leicht verständlicher Weise von Typus I ableitbar. Das Unterbleiben der Wandbildung und der weiteren Zellteilung in der unteren Kammer ist im Sinne der von Schmid (28, p. 280) klar begründeten Theorie als eine mit Hypertrophie verbundene Hemmungserscheinung aufzufassen, die durch die günstige Ernährung des unteren Endes des Embryosackes hervorgerufen wird. Typus III — von mir bei *Stachys silvatica* festgestellt — unterscheidet sich von Typus II nur dadurch, daß in der oberen Kammer statt der Längswand eine Querwand ausgebildet wird. Eine Ableitung des Typus III von Typus II erscheint nun nicht so leicht verständlich wie die des Typus II von Typus I. Zunächst erscheint es wohl klar, daß wir Typus III nur an Typus II anschließen können; denn die untere Kammer verhält sich bei beiden ganz gleich. Welche Umstände es aber verständlich machen können, daß in der oberen Kammer statt einer Längs- eine Querwand ausgebildet wird, darüber läßt sich kaum ein sicheres Urteil abgeben. Am ehesten könnte man an eine entwicklungsmechanisch bedingte Beeinflussung durch die Raumverhältnisse denken. Der mir bekannte Fall bei *Stachys* (vgl. 29, p. 42) scheint mir für eine solche Auffassung zu sprechen. Ich möchte aber auch die von Juel (17) untersuchte Endospermbildung von *Hippuris vulgaris* zum Vergleiche heranziehen. Bei dieser Pflanze, deren Samenbildung nach Juel so viele Übereinstimmung mit der zahlreicher Sympetalen, und zwar — wie ich noch hinzufügen möchte — speziell zahlreicher Tubifloren aufweist, entwickelt sich das Endosperm in kurzen Embryosäcken nach Typus I. »Bald nach der Befruchtung teilt sich der Zentralkern und dann erfolgt eine Querteilung der großen zentralen Zelle, der

Mutterzelle des Endosperms, in eine obere ziemlich kurze und eine längere basale Zelle... Wie oben hervorgehoben wurde, kann die Länge des Embryosackes verschieden sein, je nachdem die Befruchtung früher oder später eintrat. Die folgenden Teilungen im Endosperm können daher verschieden ausfallen. In kurzen Embryosäcken folgen jetzt in beiden Zellen Längsteilungen, und zwar zwei solche Teilungsschritte, so daß zwei Stockwerke von je vier langen, schlauchförmigen Zellen gebildet werden (Fig. 31, Taf. III). In stärker verlängerten Embryosäcken erfolgt aber in der einen Zelle erst eine zweite Querteilung. In einigen Fällen ist es vielleicht die obere Zelle, die diese Teilung erleidet (Fig. 32, Taf. III). Offenbar kann es aber auch die basale Zelle sein. Jedenfalls entstehen in diesen Fällen drei Stockwerke von je vier langen Zellen (Fig. 32 bis 34).« Wir sehen somit, daß hier bei einer und derselben Pflanze das Endosperm entweder nach Typus I sich bildet oder — wahrscheinlich durch die Raumverhältnisse bedingt — vor dem normalen zweiten Teilungsschritt sich der erste wiederholt. Diese bei *Hippuris* festgestellten Verhältnisse sind vielleicht als ein Analogon anzusehen, welches uns die Ableitung des Typus III aus II verständlicher macht. In der Literatur werden aber für gewisse Labiaten noch andere Vorgänge bei der Bildung des Endosperms beschrieben. So gibt Sharp (31) für *Physostegia virginiana* an, daß zuerst eine Längswand gebildet werde. Daß es sich in diesem Falle um eine falsche Deutung der Beobachtungen handle, hat bereits Jacobsson-Stiasny (15, p. 68) vermutet. Auch ich habe mich (29, p. 36) derselben Ansicht angeschlossen. Wie dort näher begründet wird, handelt es sich bei *Physostegia* wohl sicher um dieselbe Modifikation von Typus II, die ich bei *Galeopsis* beobachtet habe und die nur darin besteht, daß die zweikernige basale Endospermzelle (= unteres Haustorium) reduziert ist. Auch *Lamium*, dessen Endospermbildung nach Soltwedel (32) in anderer Weise beschrieben wird, dürfte demselben Typus folgen (vgl. 29, p. 39).

Über die Scrophulariaceen liegt eine verhältnismäßig große Zahl von Beobachtungen vor, die wir vor allem Schmid (28) verdanken. Nach diesem Autor tritt Typus I bei *Digitalis*

purpurea auf (28, p. 212): »Die erste Teilung des primären Endospermkernes erfolgt in der Mitte des Embryosackes... Nach dieser ersten Querteilung scheinen meist unten und oben zwei Längswände angelegt zu werden...« Typus II wurde bei *Linaria vulgaris* und *alpina* beobachtet (28, p. 192): »...Auch hier wird nur die obere der zwei ersten Endospermzellen zum Nährgewebe. Es werden zunächst zwei Längswände, die sich unter rechten Winkeln schneiden, hierauf in jeder der so entstandenen 4 Zellen wieder Querwände angelegt...« Den Typus III beschreibt Schmid bei *Antirrhinum majus* (28, p. 195): »Der ersten Querwand folgt eine zweite im oberen Teil, während der untere ungeteilt bleibt, doch meist noch eine Kernteilung folgen läßt.« Bei einer ganzen Reihe von Arten stellte ferner Schmid das Auftreten von zwei Querwänden fest, die den Embryosack in drei Etagen gliedern, wobei es unentschieden bleibt, welche Querwand zuerst angelegt wurde. Diese Arten sind: *Veronica chamaedrys* und *hederifolia, Euphrasia Rostkoviana* und *odontites, Alectorolophus hirsutus* und *minor, Pedicularis palustris, verticillata, caespitosa, recutita* und *tuberosa, Melampyrum silvaticum* und *Tozzia alpina.* Daß auch diese Arten dem Typus III folgen, möchte ich als wahrscheinlich bezeichnen. Für *Euphrasia Rostkoviana* wurde es übrigens auch von Wurdinger (38, Taf. 2, Fig. 35) sichergestellt. Nur für eine einzige Art, nämlich *Pedicularis palustris*, gibt Schmid an, daß vermutlich die obere Querwand die zuerst ausgebildete sei. Doch scheint mir aus seinen Abbildungen (Textfigur 35 und 36 *a*, ferner Taf. XI, Fig. 10) eher darauf geschlossen werden zu können, daß zuerst die untere Querwand gebildet wird, unter welcher keine Zell-, sondern nur mehr eine Kernteilung stattfindet. Bei *Lathraea Squamaria* wurden von Schmid Typus II und III beobachtet und dies stimmt mit den Darstellungen bei Hofmeister (10, 11, 12) und Bernard (2) überein. Schwerer können mit einem der drei Typen die Verhältnisse bei *Verbascum* identifiziert werden. Über *Verbascum montanum* berichtet Schmid (28, p. 180): »Sobald die Befruchtung vollzogen ist, wandert der primäre Endospermkern wieder in die Mitte des Embryosackes zurück und

schickt sich sofort zur ersten Teilung an... Rasch nacheinander entstehen zwei Querwände, welche den Embryosack in drei Etagen zerlegen, deren jede alsbald durch zwei längs verlaufende, genau rechtwinkelig auf einander stehende Teilungswände in vier Zellen zerfällt.« Ich bin geneigt, diesen Vorgang der ersten Ausbildung des Endosperms für eine Modifikation des Typus I zu halten und werde in dieser Auffassung durch die oben angeführten Beobachtungen Juel's an *Hippuris vulgaris* bestärkt. Kaum verständlich scheinen mir aber die Angaben Hofmeister's (11, p. 630) über *Hebenstreitia dentata*: »Sofort nach seiner (nämlich des Pollenschlauches) Ankunft beginnt eine starke Längsstreckung aller Teile des Embryosackes. Seine Mittelgegend schwillt dabei etwas an. Am oberen Ende dieser bauchigen Erweiterung entsteht eine Querwand, welche den Embryosack in zwei Tochterzellen teilt, in deren unterer sofort neue Teilung durch Querwände erfolgt, entweder hintereinander wiederholt oder mit Längswänden abwechselnd.« Bezüglich *Torenia Deli* bringt Balicka-Iwanowska eine Abbildung (1, Taf. V/VI, Fig. 24), welche es wahrscheinlich macht, daß diese Art dem Typus I folgt.

Aus der Literatur über die *Orobanchaceae* seien die Angaben Bernard's (2) über die erste Endospermentwicklung von *Orobanche* und *Phelipaea* angeführt. Dieser Autor beschreibt das in seiner Fig. 5 auf Taf. VII dargestellte Stadium des jugendlichen Endosperms von *Orobanche* folgendermaßen. »L'albumen est formé tout d'abord par deux cellules superposées, égales à peu près, dont la supérieure (celle qui est le plus près de l'appareil sexué) se divisera pour donner l'albumen, tandis que celle qui se trouve du côté antipodial restera indivise sous forme d'une cellule allongée dans la direction du funicule et quelquefois un peu recourbée (Taf. VII, Fig. 5)... La cellule supérieure des deux premières cellules d'albumen s'est divisée d'abord en deux cellules superposées, puis chacune s'est divisée longitudinalement, donnant ainsi deux séries longitudinales de cellules.« Somit verläuft der Vorgang der Endospermbildung von *Orobanche* nach Typus III, mit dem einen Unterschied,

daß der Kern der basalen Endospermzelle ungeteilt bleibt. Diese letztere wird nicht zu dem unteren Haustorium, sondern bildet nach Bernard eine »cellule chalaziale conductrice«. Bei *Phelipaea* fand dieser Autor dieselben Verhältnisse. Ich glaube hervorheben zu dürfen, daß die Endospermbildung der *Orobanchaceae* uns zeigt, daß diese Familie von Formen herzuleiten ist, die ähnlich wie die Hauptmasse der Scrophulariaceen, ein wohl entwickeltes unteres und wahrscheinlich auch oberes Haustorium besaßen. Denn auch das letztgenannte findet sich bei *Phelipaea* nach Bernard in verkümmerter Ausbildung angedeutet.

Bezüglich der ersten Teilungsschritte des Endosperms der *Gesneraceae* sind wir auf sehr spärliche und lückenhafte Angaben angewiesen. Cook (5) beschreibt nur die zellulare Ausbildung des Endosperms von *Rhytidophyllum crenulatum* im allgemeinen; er fand am unteren Ende des Embryosackes eine breite birnförmige Zelle, deren Entstehung von ihm nicht ganz sichergestellt wurde; nur schien sie ihm das Ergebnis einer der ersten Teilungen des Endosperms zu sein. Wenn ich die Vermutung äußere, daß hier eine Endospermentwicklung nach Typus II oder III vorliegt, so bestärkt mich darin vor allem das von der Balicka-Iwanowska (1, Taf. VII/VIII, Fig. 39) dargestellte Stadium von *Klugia Notoniana*. Dieses zeigt eine mächtige, zweikernige basale Endospermzelle und darüber zwei quergestellte Wände. Wenn auch eine Angabe darüber fehlt, welche davon die ältere sei, so erscheint mir doch eine Übereinstimmung mit Typus III sehr wahrscheinlich.

Über die Globulariaceen sind wir durch Billings einigermaßen unterrichtet. Dieser berichtet (3, p. 291) über *Globularia cordifolia*: »Nach der Befruchtung teilt sich der Endospermkern so, daß ein Kern in der oberen Region des Embryosackes zurückbleibt, der andere gegen die Antipodenregion hinabwandert. Sobald dieser das untere Ende des Tapetums erreicht hat, bildet sich eine Querwand in der Mitte des Embryosackes, während die Kerne nochmals eine Teilung erfahren. Der obere Teil ist dazu bestimmt, den Embryo und das Endosperm zu tragen, während der untere als Haustorium dient. Das Endosperm entwickelt sich ziemlich rasch und

es finden sich bald Kerne nahe der Querwand, während andere, vier an der Zahl, auf den vier Seiten der Eizelle zu liegen kommen.« Diese Darstellung verlangt in einigen Punkten Aufklärung. Vor allem erscheint es unwahrscheinlich und allen Erfahrungen widersprechend, daß die zuerst angelegte Querwand unabhängig vom ersten Endospermteilungsschritte entstanden sein soll, wie aus der Darstellung bei Billings hervorgeht. Viel wahrscheinlicher ist doch, daß die erste Teilung zur Bildung einer Querwand führt. In der unteren Kammer unterbleibt dann eine weitere Zellbildung; es erfolgt nur eine Kernteilung, es entsteht eben dann das bei so vielen Vertretern der Labiaten, Scrophulariaceen, Plantaginaceen und anderen Familien auftretende untere Haustorium, das ja auch von Billings so gewertet wird. Bei der Beschreibung der Vorgänge in der oberen Kammer vermissen wir vor allem eine Angabe, ob hier Kernteilung oder Zellbildung herrscht. Auch die Abbildungen lassen da im Stich. Aber nach der Art der Verteilung der gezeichneten Kerne halte ich die letztere für wahrscheinlicher. Bei Kernteilung ohne Wandbildung liegen die Kerne so ziemlich gleichmäßig verteilt. In der Abbildung 55 bei Billings liegen die Kerne in der oberen Kammer in einer bestimmten Ordnung. Zunächst eine Anzahl angehäuft unmittelbar oberhalb der Querwand, zwei Kerne paarweise nebeneinander ein Stück höher und einige — wenn ich recht sehe — in unmittelbarer Nähe des Eiapparates. Man denke sich doch nur in einer der Figuren der Scrophulariaceen-Arbeit von Schmid bei einem jungen Endospermstadium, etwa von *Pedicularis* oder *Veronica* oder *Lathraea* (28, Fig. 19, 26, 34, 37, 44 *a*, 58), die Membranen der Endospermzellen weggelassen und die Figuren kleiner reproduziert und man erhält im Wesen dieselbe Verteilung der Endospermkerne wie in der Fig. 55 bei Billings. Ich vermute also, daß diesem Autor die Zellgrenzen in der oberen Endospermkammer entgangen oder doch nicht so sicher von ihm erkannt worden sind, daß er sich darüber klar ausgesprochen hätte. Unterstützt werde ich in dieser Auffassung durch die Angaben Hofmeister's (11, p. 631) über *Globularia vulgaris*, der bei dieser Art ein mit *Hebenstreitia* völlig übereinstimmendes

Verhalten feststellte: »Auch die Entwicklung des Endosperms und des Embryos weicht nur in wenigen Punkten von jener (*Hebenstreitia*) ab. Es wird auch hier die oberste, die Keimbläschen einschließende Zelle des Endosperms durch eine Längswand geteilt, an die angeschmiegt das zum Embryonalschlauch auswachsende, befruchtete untere Keimbläschen zum Endosperm herabwächst. Das untere Ende des Embryosackes bleibt völlig zellenleer, auch die beiden untersten Zellenpaare des Endosperms vermehren sich nicht weiter, strecken sich aber dafür ganz ungewöhnlich in die Länge, namentlich das unterste.« Nach den Beobachtungen beider Autoren, die sich meiner Ansicht nach gegenseitig ergänzen — Hofmeister hat den Inhalt der basalen Endospermzelle, Billings die Abgrenzung der Zellen nicht erkannt —, zu schließen, dürfte auch *Globularia* eine Endospermentwicklung nach Typus II oder III besitzen.

Über die kleinen Familien der *Pedaliaceae* und *Martyniaceae* scheinen keine Beobachtungen betreffend die erste Entwicklung des Endosperms vorzuliegen. Hofmeister (9, p. 41) sagt wohl, daß *Martynia diandra* »mit dem Entwicklungsgang des Embryos auf das genaueste mit *Bartonia* übereinstimmt«. Daraus lassen sich wohl kaum irgendwelche Schlüsse auf die Endospermbildung ziehen. Ich möchte aber darauf hinweisen, daß die Fig. 42 und 43 der Arbeit von Balicka-Iwanowska, die jugendliche Endospermstadien von *Martynia bicolor* zum Gegenstand haben, und ebenso Fig. 44 derselben Autorin, die sich auf *Ceratotheka biloba* bezieht, auffallend an bestimmte Labiaten erinnert. Namentlich mahnt die Anordnung der Endospermzellen in Fig. 42 und 44 sehr an entsprechende Stadien von *Scutellaria*, die dem Typus I folgt. Die Arbeit von Oliver (24) über *Trapella* enthält keine Angaben über die Anlage des Endosperms. Über die haustoriellen Verhältnisse hat meines Erachtens Jacobsson-Stiasny eine zutreffende Umdeutung gebracht.

Die Mitteilungen, die Billings (3, p. 287) über die *Myoporaceae* gebracht hat, gewähren keinen Einblick über die Art der Endospermentwicklung; sie gestatten nicht einmal eine Entscheidung darüber, ob sie nuclear oder zellular vor

sich geht. Samuelsson (27, p. 147) vermutet, daß sich bei dieser Familie das Endosperm durch sukzessive Zellteilung bildet, »obgleich dies nicht aus den bisherigen Untersuchungen hervorgeht und die mitgeteilten Figuren sogar das Gegenteil andeuten können«.

Über die Lentibulariaceen liegen sehr widersprechende Angaben vor. Die Angaben von Merz (22) über *Utricularia* und *Pinguicula* und von Lang (18) über *Byblis* und *Polypompholyx* lassen auf eine nucleare Endospermbildung schließen. Dagegen führt Samuelsson (27, p. 138) Beobachtungen von Dr. Th. Halle, die meines Wissens seither nicht ausführlich veröffentlicht wurden, über *Pinguicula vulgaris* und eigene über *Utricularia minor* an, wonach bei diesen Arten Endospermzellbildung stattfindet. *Pinguicula* gehört nach Samuelsson (27, p. 143) unter diejenigen Pflanzen, bei denen »nach der Entstehung der ersten Querwand in jeder Zelle zwei gegeneinander rechtwinkelige Wände sich bilden«, also wahrscheinlich dem Typus I folgen, wie weniger aus diesem Wortlaut, als vielmehr aus den angeführten Beispielen hervorgeht. *Utricularia* wird dagegen von demselben Autor zu denjenigen Pflanzen gerechnet, bei welchen zunächst zwei Querwände gebildet werden und nur die mittelste so gebildete Zelle das eigentliche Endosperm liefert, wogegen die beiden anderen zu Haustorien werden. *Utricularia* würde demnach dieselbe Endospermbildung zeigen, wie sie Schmid bei einer ganzen Anzahl von Scrophulariaceen beobachtet hat, eine Bildungsweise, die ich früher unter gewissen Kautelen zum Typus III gerechnet habe. Ich bin geneigt, diese Angaben Samuelsson's, der offenbar diesen hier in Frage stehenden Merkmalen besondere Aufmerksamkeit zuwandte, obwohl kein vollständiges Beweismaterial veröffentlicht wurde, für zuverlässiger halten als die unklaren Angaben von Merz und Lang. Diese Angaben Samuelsson's fanden in jüngster Zeit wenigstens insofern eine Bestätigung, als Merl (21, p. 181) bei *Genlisea* – nach seinen Figuren zu schließen – ein zellulares Endosperm feststellte. Über die Art der Endospermbildung sagt er nur: »Die eigentliche Endospermbildung vollzieht sich vorwiegend im mittleren Teile des Embryo-

sackes, während sich die beiden Enden zu Haustorien umbilden.«

Über die ersten Endospermstadien der Verbenaceen liegen sehr wenige Angaben vor. Hofmeister (12, p. 140) hebt bezüglich *Verbena officinalis* nur im allgemeinen die Übereinstimmung mit *Hebenstreitia* hervor. Auch Treub bringt keine genauen Angaben über die Endospermentwicklung von *Avicennia*. Doch erinnert seine Figur (34, Taf. XIV, Fig. 16) deutlich an Typus III.

Die Mitteilungen Hofmeister's über *Catalpa syringaefolia* (11, p. 633) enthalten nichts, was uns über die Entstehung des Endosperms der Bignoniaceen aufklären könnte. Ebenso beziehen sich die Angaben desselben Autors über die Acanthaceen nicht auf die uns hier interessierenden Entwicklungszustände.

Die Boraginaceen weisen neben Formen, welche nucleares Endosperm haben wie *Symphytum* (Hegelmaier 8, p. 561 ff.) oder *Borago* (Guignard 7, p. 206 ff.), auch solche auf, welche ein zellulares Endosperm besitzen. Das letztere wurde von Rosanoff (26) bei *Heliotropium* und *Tiaridium* festgestellt und auch Guignard's Untersuchung (7, p. 211) bestätigt diese Sonderstellung der Heliotropioideen. Die allerersten Entwicklungsstadien sind jedoch nicht bekannt.

Bezüglich der Solanaceen hat sich die Annahme Hofmeister's (10, p. 260), daß die Samen dieser Familie nucleares Endosperm ausbilden, als unrichtig erwiesen. Nur bei *Schizanthus pinnatus* fand Samuelsson (27, p. 141) ein solches. Die in neuerer Zeit untersuchten Arten zeigen zellulares Endosperm. Die jüngeren Endospermstadien, die Guignard bei *Datura* und *Nicotiana* (7) fand, lassen erkennen, daß zunächst Querwände gebildet werden und daß in den von ihnen gebildeten Zellen verschieden gestellte Wände entstehen, deren Richtung ziemlich unregelmäßig verläuft. Immerhin läßt sich vermuten, daß wir in diesen Endospermen relativ ursprüngliche Bildungen vor uns haben, von welchen die Endosperme vom Typus I bis III mit ihrem fixierten, genau geregelten Zellteilungsverlauf abgeleitet werden können. Eine genügende Stütze für diese Ansicht kann jedoch erst ein eingehenderes Studium der Solanaceen liefern.

Über die Nolanaceen liegt meines Wissens nur eine einzige kurze Angabe von Samuelsson (27, p. 137) vor, der für *Nolana prostrata* auf Grund eigener Beobachtungen ein zellulares Endosperm angibt.

Über die Anfänge des Endosperms bei den Hydrophyllaceen sind wir, da uns die Angaben von Billings darüber im Stiche lassen, einzig und allein auf Hofmeister angewiesen. Dieser Autor sagt bezüglich *Nemophila insignis* (11, p. 633): »Nach Ankunft des Pollenschlauches an der Außenfläche der nicht unbeträchtlich verdickten Membran des Embryosackscheitels erscheint in der anschwellenden Mittelgegend des Sackes, diese völlig ausfüllend, eine große Zelle, die Anfangszelle des Endosperms. Die erste der rasch aufeinander folgenden Teilungen geschieht durch eine Längswand (Fig. 17). Das eine Keimbläschen verschwindet früh. Das andere entwickelt sich langsam zu einem mäßig langen Embryonalschlauch, welcher in das heranwachsende Endosperm eindringt. Das zellenleere untere Ende des Embryosackes schwillt während dieses Vorganges zu einer ziemlich umfangreichen Blase an.« Ich glaube, diese Angaben im Zusammenhange mit der Fig. 17 bei Hofmeister lassen sich ungezwungen dahin umdeuten, daß die erste Endospermteilung zur Bildung einer Querwand führt; die untere Kammer bleibt ungeteilt und Hofmeister erklärt sie für zellenleer; sie dürfte aber nichts anderes als das untere, vermutlich zweikernige Haustorium sein, da ja Hofmeister ihr Anschwellen zu einer Blase hervorhebt. Die obere Kammer aber teilt sich durch eine Längswand. Ich glaube somit mit Berechtigung die Vermutung aussprechen zu können, daß die Endospermbildung von *Nemophila* nach Typus II vor sich geht.

Bezüglich der Polemoniaceen sind mir nur die Angaben von Billings bekannt. Dieser (3, p. 279) fand bei *Polemonium flavum*, *Phlox Drummondi* und *Leptosiphon androsace* das Endosperm als eine periphere Lage ausgebildet.

Bei der Betrachtung dieses im vorigen kurz zusammengefaßten Materials müssen wir zunächst die sehr große Lückenhaftigkeit desselben im Auge behalten; denn auch bei den am besten studierten Familien ist die Zahl der unter-

suchten Formen sehr gering. Wenn ich im folgenden einige sich mir aufdrängende Folgerungen ziehe, so beanspruchen sie nur als ein Versuch gewertet zu werden, in einer Anzahl von Tubifloren-Familien gemeinsame Grundzüge in der Entwicklungsgeschichte des Endosperms festzustellen und dadurch zur Charakteristik der Tubifloren beizutragen.

Zunächst steht, wie die im vorigen gegebene Übersicht zeigt, für eine Anzahl von Familien die Einheitlichkeit der Endospermentwicklung fest. Als ursprünglichsten Typus derselben, möchte ich den als I bezeichneten betrachten, bei dem durch die erste Zellteilung eine Querwand gebildet wird, worauf in jeder der beiden so entstandenen Kammern eine Längswand gebildet wird. Als von diesem abgeleitet möchte ich die Entstehungsweise auffassen, bei der auf die erste Querwand noch eine zweite Querwand (wohl meist in der oberen Kammer) folgt, worauf erst die Längswände angelegt werden. Die anderen Typen sind als ernährungsphysiologisch bedingte, abgeleitete Modifikationen zu betrachten. Sie sind dadurch gekennzeichnet, daß in der unteren Kammer keine Zellteilungen, sondern nur eine einzige Kernteilung erfolgt und daß diese beiden so entstandenen Kerne unter dem Einfluß reichlicher Nahrungszufuhr von der Chalaza her hypertrophieren. Die untere Kammer wird so zum unteren zweikernigen Haustorium. Diese Arten der Endospermbildung sind vor allem bei den Scrophulariaceen und Labiaten nachgewiesen[1] und werden hier mit großer Zähigkeit festgehalten auch dort, wo die Gestaltung des Embryosackes eher eine andere Zellteilungsfolge erwarten ließe. Die von mir bei *Galeopsis* (29, p. 26 ff.) vorgefundenen Verhältnisse bilden da ein lehrreiches Beispiel. Auch bei den Orobanchaceen tritt diese Endospermbildungsweise deutlich in Erscheinung, nur mit dem einen Unterschied, daß in der unteren Kammer die Ausgestaltung zu einem Haustorium unterdrückt wird, ohne daß jedoch dabei eine Rückkehr zum ursprünglichen

[1] Außerhalb der Tubifloren sind mir diese Typen bei *Hippuris* (siehe p. 936 f.) und bei *Sempervivum* (Jacobsson-Stiasny, 14, Taf. II, Fig. 2) bekannt.

Typus I stattfände — gewiß ein schönes Beispiel für das Dollo'sche Prinzip der Nichtumkehrbarkeit der phylogenetischen Entwicklung. Die bisher untersuchten Plantaginaceen, deren Anschluß an die Tubifloren bis in die neueste Zeit angezweifelt wurde, erweisen in ihrer Endospermentwicklung ebenfalls die größte Übereinstimmung mit den Labiaten und Scrophulariaceen. Ebenso kann es für die Lentibulariaceen, Gesneraceen, Globulariaceen, Pedaliaceen, Martyniaceen und Hydrophyllaceen mindestens als wahrscheinlich gelten, daß sie sich in ihrer Endospermbildung den oben genannten Familien anschließen, wenn auch nur ganz vereinzelte, meist ältere Beobachtungen vorliegen. Über die Anfänge der Endospermbildung der Bignoniaceen und Acanthaceen fehlen Angaben; jedoch weisen diese Familien andere Eigentümlichkeiten auf, die mit der besprochenen Endospermbildung in Korrelation zu stehen scheinen, nämlich terminale Haustorien und Isthmusbildung. Über die Samenentwicklung der Phrymaceen, Myoporaceen und Columelliaceen liegen überhaupt keine oder doch keine hier verwertbaren Befunde vor. Leider sind auch die Angaben über diejenigen Familien, die als ursprüngliche gelten, nämlich die Polemoniaceen und Solanaceen, ferner über die Boraginaceen und Nolanaceen sehr dürftig. Nach der vorliegenden Literatur ist bei den Polemoniaceen nur nucleares Endosperm beobachtet, während bei den Solanaceen und Boraginaceen teilweise nucleares, teilweise zellulares und bei den Nolanaceen zellulares Endosperm festgestellt ist. Soweit für diese Familien zellulares Endosperm beschrieben ist, fehlen Angaben über die ersten Teilungen vollkommen. Auf Grund des vorliegenden Tatsachenmaterials läßt sich vorläufig nur eine Anzahl von Familien, die sich um die Scrophulariaceen und Labiaten herum gruppieren, als einheitlich in ihrer Endospermentwicklung charakterisieren. Inwieweit dieses Merkmal in den Endospermverhältnissen der Polemoniaceen, Solanaceen, Nolanaceen und Boraginaceen seinen Anschluß findet, müssen erst künftige Forschungen klarstellen.

Angeführte Literatur.

1. Balicka-Iwanowska G., Contribution à l'étude du sac embryonnaire chez certains Gamopetales (Flora 86, 1899, p. 47—71).
2. Bernard Ch., Sur l'embryogénie de quelques plantes parasites (Journal de botanique 17, 1903).
3. Billings F. H., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung (Flora 88, 1901, p. 253—318).
4. Buscalioni L., Contributione allo studio della membrana cellulare. Parte IV. Plantago lanceolata Linn. (Malpighia 8, 1894, p. 3—13).
5. Cook M. T., The embryology of Rhytidophyllum (Bull. of the Torrey Bot. Club, 34, 1907, p. 179—184).
6. Guignard L., La double fécondation chez les Solanees (Journ. de bot. 16, 1902, p. 145—167).
7. Guignard L., Recherches sur le développement de la graine et en particulier du tégument séminal (Journ. de bot. 7, 1893, p. 206 ff.).
8. Hegelmaier F., Zur Entwicklungsgeschichte endospermatischer Gewebekörper (Bot. Ztg. 44, 1886).
9. Hofmeister W., Die Entstehung des Embryos der Phanerogamen (Leipzig, 1849).
10. Hofmeister W., Embryologisches (Flora, 1855, p. 257 bis 266).
11. Hofmeister W., Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen (Abh. kön.-sächs. Ges. d. Wiss. 6, 1859, p. 624—630).
12. Hofmeister W., Neue Beobachtungen über Embryobildung der Phanerogamen (Jahrb. f. wiss. Bot. 1, 1858, p. 38 ff.).
13. Hofmeister W., Zur Entwicklungsgeschichte des Embryos der Personaten (Flora 34, 1851, p. 449—457).
14. Jacobsson-Stiasny E., Die spezielle Embryologie der Gattung Sempervivum im Vergleich zu den Befunden bei anderen Rosales (Denkschr. kais. Akad. Wiss. Wien, mathem.-naturw. Klasse 89, 1913).

15. Jacobsson-Stiasny E., Versuch einer phylogenetischen Verwertung der Endosperm- und Haustorialbildung bei den Angiospermen (Sitzb. kais. Akad. Wiss. Wien, mathem.-naturw. Klasse 123, I, 1914).
16. Jönsson B., Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna (Act. Univ. Lund. 16, 1879/80).
17. Juel H. O., Studien über die Entwicklungsgeschichte von *Hippuris vulgaris* (Nova acta reg. soc. scient. Upsaliensis 4, 2, Nr. 11, 1911).
18. Lang F. H., Untersuchungen über Morphologie, Anatomie und Samenentwicklung von *Polypompholyx* und *Byblis gigantea* (Flora 88, 1901, p. 149—206).
19. Lundquist G., Die Embryosackentwicklung von *Pedicularis sceptrum Carolinum* (Zeitschr. f. Bot. 7, 1915, p. 545 ff.).
20. Mattei G. E., Posizione naturale delle Plantaginee (Malphigia 23, 1909, p. 369—379).
21. Merl E. M., Beiträge zur Kenntnis der Utricularien und Genliseen (Flora N. F. 8 (108), 1915, p. 127—200).
22. Merz M., Untersuchungen über die Samenentwicklung der Utricularien (Flora 84, 1897, Ergänzungsb. p. 69—87).
23. Nawaschin S., Ein neues Beispiel der Chalazogamie (Bot. Centralbl. 16, 1895).
24. Oliver F. W., On the structure, development and affinities of Trapella Oliv., a new genus of Pedalineae (Ann. of Bot. 2, 1888, p. 75—115).
25. Rössler W., Pollenschläuche und Embryosack-Haustorien von *Plantago major* (Ber. deutsch. bot. Ges. 35, 1917, p. 460—463).
26. Rosanoff S., Morphologisch-embryologische Studien (Jb. f. wiss. Bot. 5, 1866/7, p. 72—82).
27. Samuelsson G., Studien über die Entwicklungsgeschichte der Blüten einiger *Bicornes*-Typen (Svensk bot. Tidskr. 7, 1913, p. 97—188).
28. Schmid E., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Scrophulariaceae* (Beih. z. bot. Centralbl. XX, I, 1906, p. 175—299).

29. Schnarf K., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung der Labiaten (Denkschr. kais. Akad. Wiss. Wien, mathem.-naturw. Klasse 94, 1917).
30. Schnarf K., Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung einiger europäischer *Hypericum*-Arten (Sitzb. kais. Akad. Wiss. Wien, 123, Abt. I, 1914).
31. Sharp W., The embryo sac of Physostegia (Bot. Gaz. 52, 1911, p. 218—225).
32. Soltwedel F., Freie Zellbildung im Embryosack der Angiospermen (Jenaïsche Zeitschr. f. Nat. 15, 1882, p. 341—380).
33. Strasburger E., Die Angiospermen und die Gymnospermen (Jena 1879).
34. Treub M., Notes sur l'embryon, le sac embryonnaire et l'ovule. 2. Avicennia officinalis (Ann. Jard. Buit. 3, 1883, p. 79—87).
35. Van Tieghem Ph., L'Hypostase, sa structure et son rôle constants, sa position et sa forme variables (Bull. Mus. d'hist. nat. 7, 1904, p. 412—418).
36. Wettstein R. v., Handbuch der systematischen Bot., 2. Aufl. (Leipzig, Wien 1911).
37. Worsdell W. C., On the development of the ovule of Christisonia, a genus of the Orobanchaceae (Journ. Linn. Soc. Bot. 31, 1895/7, p. 576—584).
38. Wurdinger M., Bau und Entwicklung des Embryosackes von *Euphrasia Rostkoviana* (Denkschr. kais. Akad. Wiss. Wien, 85, 1910).